La arquitectura de la mayoría de los animales responde a un plan bien definido. La uniformidad fundamental de la organización biológica proviene de la presupuesta comunidad de origen de los animales y de su estructura celular básica. Pese a las enormes diferencias en la complejidad estructural de los animales, que va desde la de los más simples protozoos hasta la de la especie humana, en todos comprende un esquema material intrínseco y un plan fundamental de tipo funcional. En último término, sea cual sea la unidad que consideremos en la organización animal, podrá ser explicada, justamente, por un hecho, a saber, todos los animales viven en la Tierra, un planeta en donde se han conjuntado una serie de características físicas que han modelado la naturaleza de la vida en él desarrollada. Y aun cuando, como biólogos, adoptemos un punto de vista, en cierto modo cómodo, sobre el supuesto de que existe una básica unidad de todos los vivientes —y muchas de las ramas de la investigación biológica, tales como la fisiología general y la biología molecular, se fundamentan en tal supuesto—, debemos admitir que los animales exhiben una increíble diversidad de adaptaciones específicas, tanto estructurales como funcionales.

Los animales quedan modelados por las condiciones particulares de sus hábitats: naturaleza física y comunidad biótica. Tales adaptaciones no vienen *determinadas* por el ambiente; se han originado más bien debido a que, mediante la selección natural, se han conservado variantes beneficiosas. Este concepto resultará más claro cuando se discuta la evolución en el capítulo 33. En el presente nos ocuparemos de la uniformidad fundamental de la estructura animal, que es reconocible, pese a las innumerables especializaciones, tanto sutiles como muy llamativas, que han modificado ese plan estructural esencial.

GRADOS DE ORGANIZACION EN LA COMPLEJIDAD DE LOS ANIMALES

¿Cómo ha surgido la creciente complejidad de los animales, tan patente en zoofilogenia? Las formas **unicelulares** son organismos completos, que llevan a cabo las mismas funciones básicas que las formas superiores. Dentro de los confines de su célula, a menudo presentan una notable organización y división del trabajo, tal como la de elementos esqueléticos, mecanismos locomotores, fibrillas e inicios de órganos sensoriales. En los **metazoos** o animales pluricelulares, por otro lado, se han diferenciado tejidos y órganos especializados, para cumplir funciones específicas. La célula de tipo metazoo no es equivalente a una célula de tipo protozoo, es sólo una parte especializada de un organismo completo, y es incapaz de una existencia independiente.

Podemos reconocer cinco grados de organización. Cada uno de ellos es más complejo que el precedente y, como regla general, es un producto evolutivo más avanzado y reciente.

1. *Grado de organización protoplásmico.* La organización protoplásmica se encuentra en los protozoos y otros organismos unicelulares. Todas las funciones vitales quedan confinadas a los límites de una única célula, como unidad vital fundamental. Dentro de la célula, el protoplasma se diferencia en orgánulos, capaces de llevar a cabo funciones especializadas.

2. *Grado celular de organización.* La organización celular consiste en un agregado de células que están diferenciadas funcionalmente. Es patente la división del trabajo, de tal modo que ciertas células se ocupan, por ejemplo, de la reproducción y otras de la nutrición. Tales células muestran una escasa tendencia a la organización en tejidos. Algunas formas de protozoos coloniales, que tienen células somáticas y reproductoras, pueden ser incluirse en esta categoría. Muchos autores también sitúan en este nivel a las esponjas.

3 *Grado de organización tisular.* Un paso más allá del precedente es el agregado de células similares, según un orden determinado o en capas, que así pasan a formar un tejido. Algunos autores consideran que las esponjas pertenecen a este grado, si bien las medusas y sus afines *(Cnidaria)* se mencionan, comúnmente, como las formas iniciales de ese plan tisular. Ambos grupos están todavía próximos, en gran medida, al grado celular de organización por cuanto la mayoría de sus células están dispersas y no asociadas en tejidos. Un ejemplo excelente de un tejido de cnidario es el **plexo nervioso** (o red nerviosa), en el cual las células nerviosas y sus prolongaciones forman una estructura tisular definida, con misión de coordinación.

4 *Grado de organización tejido-órgano.* La reunión de tejidos en órganos es un paso más en el progreso evolutivo. Por lo general, los órganos están formados por más de una especie de tejido y tienen misiones más especializadas que los tejidos. Lo primero que se presenta en este nivel lo encontramos en algunos gusanos planos (platelmintos), en los que existen cierto número de órganos bien definidos, tales como manchas oculares, probóscide y órganos reproductores. De hecho, estos últimos están dispuestos a modo de un aparato reproductor o sistema complejo.

5 *Grado de organización en aparatos o sistemas de órganos.* Cuando los órganos actúan juntos para llevar a cabo determinadas funciones, nos encontramos con el nivel superior de organización —el aparato o sistema de órganos—; esos sistemas están relacionados con los diversos tipos de funciones corporales básicas: circulación, respiración, digestión y otros. Propio de todas las formas superiores, este tipo de organización es el que vemos, en primer lugar, en los gusanos nemertinos, que tienen un tubo digestivo completo, distinto del aparato circulatorio.

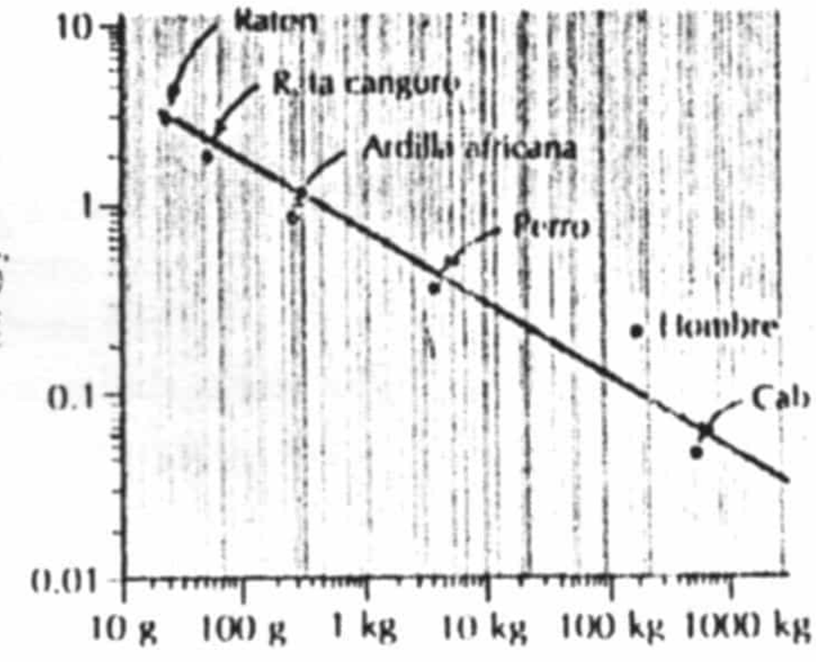


Figura 2-1

Coste neto de la marcha para mamíferos de tamaño diferente. Cada punto representa el coste (medido por tasa de O_2 consumido) de desplazar 1 g de peso del cuerpo, a lo largo de 1 km.

Modificado de Schmidt-Nielsen, K. 1972. How animals work. New York, Cambridge University Press.

Tamaño y complejidad

Probablemente parece evidente, de acuerdo con la lista anterior, que los animales tienden a ser más complicados a medida que son de mayor tamaño. Una razón estriba en que la complejidad creciente es el resultado de una especialización y división del trabajo de los correspondientes tejidos. Una ameba puede ser pequeña debido a que puede moverse sin músculos, digiere su alimento sin tener tubo digestivo, excreta sin necesidad de riñones, coordina su actividad vital sin tener cerebro, y respira sin branquias (ni pulmones). Los animales más evolucionados tienen, para tales funciones, órganos especializados y esto significa que, por lo común, son mayores.

Un cuerpo de tamaño mayor ofrece otras ventajas. Quizá la más evidente es que, en el caso de la relación depredador-presa, los depredadores son, generalmente, mayores que su presa. Son pocas las excepciones, y casi siempre esto guarda relación con una forma de comportamiento especialmente agresivo, que compensa el pequeño tamaño. Los animales mayores hacen presa sobre los menores, no sólo debido a que tengan bocas mayores y un mayor apetito, sino a que, usualmente, son más rápidos. Dado que el depredador debe agarrar a su presa y ésta, para sobrevivir, debe escapar del depredador, resulta clara la ventaja del tamaño más grande.

Otra ventaja del cuerpo de gran tamaño, y que suele olvidarse con frecuencia, es que los animales mayores pueden moverse con un gasto energético menor que los animales pequeños. Esto se hace patente si echamos una ojeada al costo de la carrera de un grupo dado de animales (por ejemplo, los mamíferos) de tamaños corporales diversos (fig. 2-1). Un mamífero grande consume más oxígeno que uno pequeño, eso por supuesto, pero lo que le cuesta mover un gramo de su cuerpo a lo largo de una distancia determinada es mucho menos para el animal grande que para el pequeño. Se ve el significado de ello cuando comparamos la facilidad relativa con la que un caballo puede correr una milla, frente a la tarea heroica que representa para un ratón el correr la misma distancia.

Si bien el tener un cuerpo de buen tamaño representa para un animal cierta ventaja, es evidente que los animales grandes no han desplazado a los más pequeños; por supuesto los animales pequeños son hoy día tan numerosos como lo fueron siempre. Los organismos pequeños hace tiempo que ocuparon todos los nichos ecológicos que pudieron utilizar, y la única forma en que una nueva especie pudiera llegar a tener éxito sería desplazando a otra que ocupara un determinado nicho, o bien adaptándose a otro nuevo y con mayores posibilidades. Evidentemente este ha sido uno de los factores promotores de la tendencia evolutiva hacia el aumento de tamaño. Sea cual sea el caso, cada animal, tanto grande como pequeño, representa, en su propio nicho ecológico, un éxito, pero, de hecho, los grupos de animales más abundantes actualmente sobre la Tierra son aquéllos con periodos generativos más cortos y, en consecuencia, con tamaños más pequeños. Para estas incontables criaturas, «lo pequeño es belleza».

Todavía otra ventaja que va a la par con el mayor tamaño es la mejor estabilidad interna, es decir, la capacidad de regulación del medio interno. (Esto es conocido en el lenguaje fisiológico como **homeostasis,** y se discutirá en el capítulo 26.) La capacidad de mantener la estabilidad interna, pese a cambios en el ambiente externo, permite a los organismos invadir hábitats que de otro modo resultarían hostiles. Por ejemplo, sólo los homeotermos (animales hasta ahora llamados «de sangre caliente», tales como aves y mamíferos) siguen siendo activos, a lo largo de todas las estaciones del año, en regiones con climas invernales sumamente rigurosos.

CONCEPTO DE INDIVIDUALIDAD

La cuestión de ¿qué es un individuo animal? puede parecer banal y obvia. Sin ninguna dificultad reconocemos un gusano, un ave o un perro como individuos, y ciertamente individuos somos todos los seres humanos. Pero en un animal unicelular, que se reproduce asexualmente, por división o por gemación, o por escisión múltiple, la distinción de lo que un individuo sea comienza a provocar dudas. ¿En dónde está lo «individual» en un organismo, que simplemente, se divide, generación tras generación? ¿Una planaria (platelminto) es un individuo, cuando es así que puede ser cortada en numerosos trozos, cada uno de los cuales crecerá para dar un nuevo organismo? ¿Las formas coloniales, son individuales? Puede apreciarse que todas estas cuestiones tienen difícil respuesta. La individualidad, por consiguiente, implica muerte, ya que el individuo debe tener una existencia limitada. El concepto de individualidad, claramente, no puede ser aplicado, sin más, a muchas formas primitivas que se dividen de manera repetida y, en cierto sentido, son imperecederas.

Tradicionalmente, un individuo es identificado como un adulto. Cuando nos referimos a un gusano, un ave o un perro, de modo instantáneo y automático imaginamos un gusano, ave o perro adultos. Pero un perro es, al menos genéticamente, un perro desde óvulo fecundado (huevo) hasta su muerte —como zigoto, embrión, feto, cachorro, adolescente y adulto—. Los zoólogos se sienten más a gusto al considerar al individuo como si fuera una breve cortadura en el tiempo de todo el **ciclo vital** de un organismo. La idea de que el ciclo vital, en su conjunto, es la unidad central de la Biología sobre la que actúa la evolución tiene una creciente aceptación entte los zoólogos (Bonner, 1965).

EXPOSICION PRELIMINAR SOBRE EMBRIOLOGIA ANIMAL

La Embriología es el estudio del crecimiento y diferenciación progresivos, que tienen lugar durante las primeras etapas del desarrollo de un organismo. Para comprender el modelo estructural de un animal, es necesario dar un resumen breve de la embriología, y también lo es para la comprensión de algunos de los conceptos básicos que se usan al describir los grupos animales y su clasificación. El proceso del desarrollo embrionario y su control se discuten con mayor detalle en el capítulo 32.

Modelo general del desarrollo

Comencemos por una reexposición general del que fue enunciado anteriormente. Todos los animales tienen un ciclo vital característico. En cierto modo se admite que el ciclo vital es indefinido en muchos protozoos (tales como una ameba), que son

potencialmente inmortales debido a que forman parte de una estirpe de antecesores que jamás han sufrido una senescencia natural y la muerte. El organismo parental se reproduce por simple división en dos células hijas, cada una de las cuales, esencialmente, es continuación del progenitor. De esta forma no hay verdaderos individuos, tan sólo una individualización progresiva, que «termina» en una nueva división.

En la historia natural de todos los metazoos, sin embargo, tiene lugar precozmente una diferenciación de células-germen, a partir de células del cuerpo o somáticas. Es la unión de células germinales (espermatozoide, masculina y óvulo, femenina) lo que dará origen a una nueva generación (reproducción sexual), mientras que el cuerpo (células somáticas) muere. El verdadero ciclo vital de un metazoo comienza con la unión de un óvulo (huevo) con un espermatozoide, a cuyo proceso se le llama **fecundación**.

El huevo fecundado, llamado **zigoto** es, realmente, un organismo unicelular, y a partir de él se desarrollará un animal completo, mediante el proceso de **diferenciación**. El cómo tiene lugar esto sólo se conoce parcialmente. Toda la información necesaria para el desarrollo está encerrada en el óvulo fecundado (huevo o zigoto), principalmente en los genes del núcleo del huevo. El anteproyecto efectivo para la diferenciación está codificado en las moléculas de ADN de los genes. El modelo de desarrollo queda estabilizado en el organismo hereditariamente. A la variabilidad que hace posible los cambios evolutivos, contribuyen la segregación genética (distribución al azar de los genes), que tiene lugar durante la formación de los gametos, y la recombinación de genes paternos y maternos con la fecundación.

Cada especie desarrolla un modelo corporal característico. Puesto que ese modelo se realiza durante el desarrollo, ciertos caracteres básicos del filo aparecen antes de que aparezcan los rasgos específicos de la especie. Tales caracteres básicos pueden ser, la simetría, un eje longitudinal y, por ejemplo, en un vertebrado, un notocordio, un eje nervioso tubular dorsal, tres pares principales de órganos de los sentidos, un par de bolsas faríngeas, un corazón compartimentado, un hígado, un par de riñones, un par de apéndices pectorales y pelvianos y otros. Algunas de estas características las presentan en común tanto los vertebrados como los invertebrados. A medida que progresa el desarrollo, el individuo adquiere los caracteres de sus taxones, desde el de grado más elevado en la jerarquía taxonómica, hasta el inferior (clase, orden, familia y género) y, finalmente, los rasgos propios de su especie. Esto indica que el desarrollo procede desde lo más general a lo más específico en el modelado de las características morfológicas.

Los estados o fases sucesivas de la embriogenia son los siguientes:

1. *Fecundación.* Activación del óvulo por un espermatozoide en la reproducción sexual; la unión de ambos gametos, masculino y femenino, forma el zigoto, que es el punto de partida en el desarrollo embrionario.
2. *Segmentación y blastulación.* La división del zigoto en células progresivamente más pequeñas (segmentación) para formar una esfera hueca de células diminutas (blástula).
3. *Gastrulación.* Distribución de las células de la blástula en capas celulares proliferativas (blastodermos) que son, el ectodermo, el mesodermo y el endodermo, que pasarán a ser los componentes responsables de la formación de los futuros órganos del cuerpo (el papel de los blastodermos en la diferenciación se describe más adelante).
4. *Diferenciación.* Formación de órganos y tejidos, que adquieren su capacidad funcional específica, queda establecido el plan estructural fundamental.
5. *Crecimiento.* Aumenta el tamaño del animal por división de las células, que incrementan también su tamaño; el crecimiento depende de la ingestión de alimento, que proporciona las sustancias necesarias para la síntesis del protoplasma.

Tipos de óvulos (y de huevos)

Los óvulos, en relación con la distribución (y cantidad) de vitelo pueden clasificarse del modo siguiente (fig. 2-2).

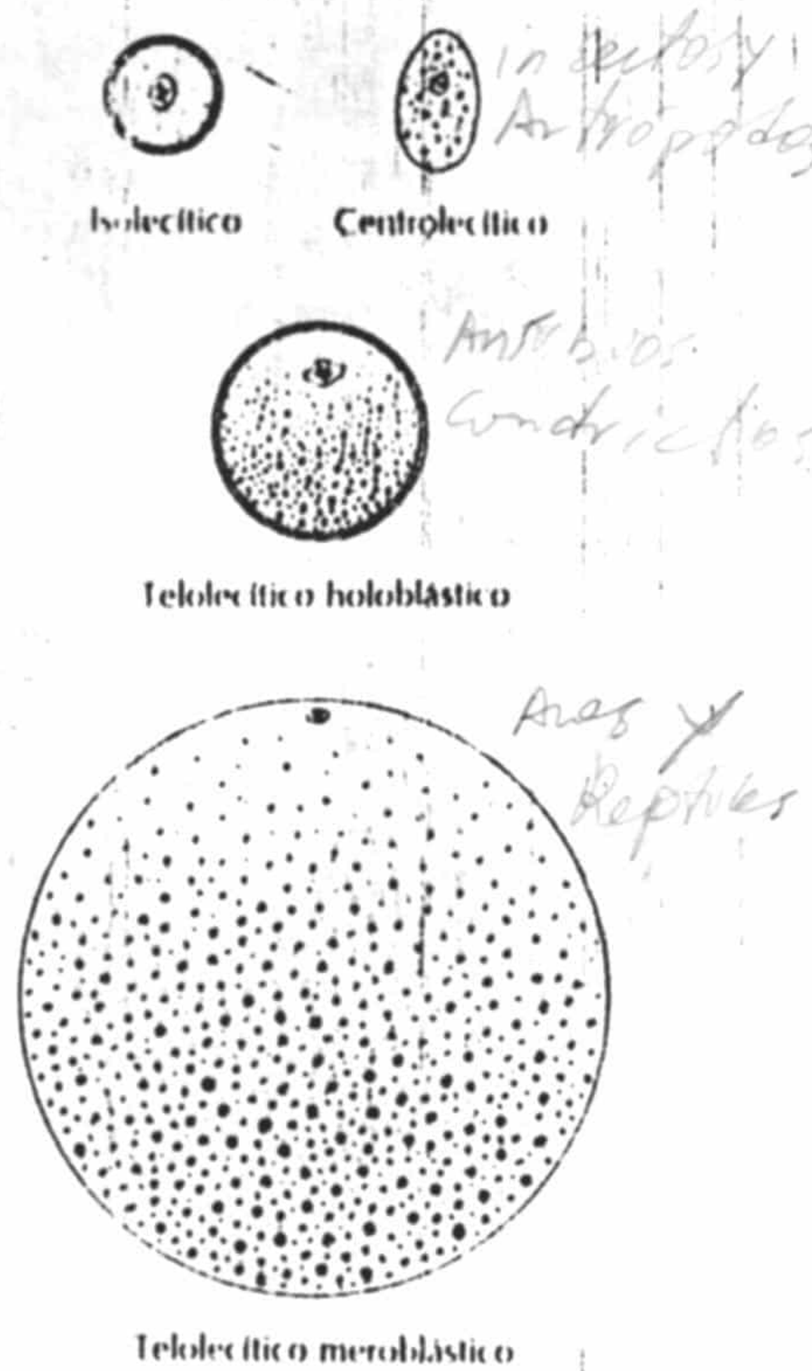


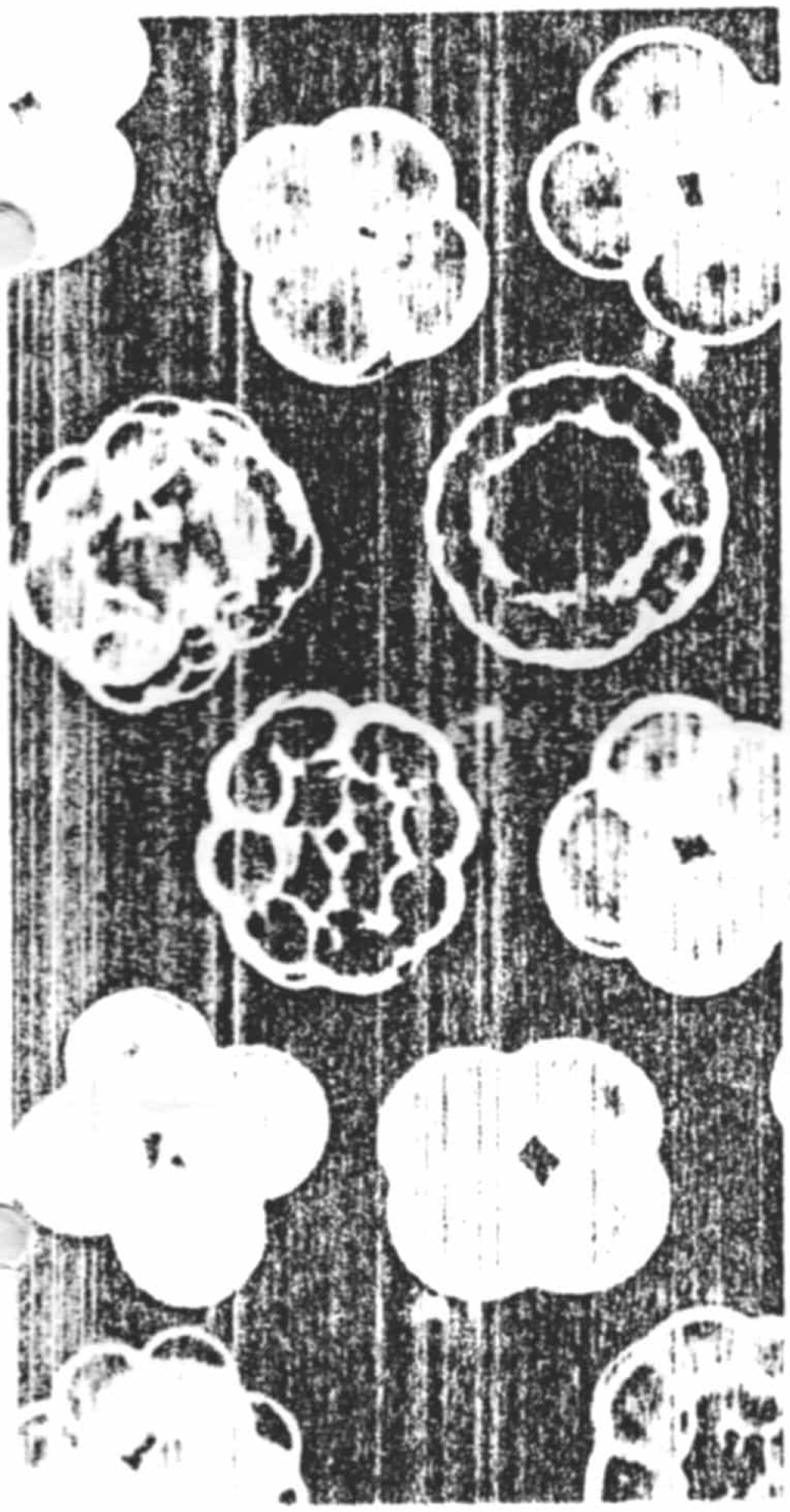
Figura 2-2

Tipos de óvulos (y de huevos). Isolecíticos (equinodermos y anfioxo). Centrolecíticos (insectos y otros artrópodos), con el citoplasma central, que emigra hacia la superficie durante la segmentación y deja el vitelo en el centro. Los telolecíticos con segmentación holoblástica (anfibios y condrictios) tienen el vitelo concentrado en el polo vegetativo. Los telolecíticos con segmentación meroblástica (aves y reptiles) tienen el citoplasma concentrado en un disco germinativo en el polo animal.

Figura 2-3

Divisiones celulares durante el desarrollo embrionario de *Echinus esculentus*, o erizo de mar común. Las células devienen progresivamente menores ya que no hay crecimiento entre cada división. Se ven estados de cuatro y ocho blastómeros (células embrionarias), una fase pluricelular (en el centro), y un estado de blástula precoz (centro, arriba a la derecha) (x [illegible])

[illegible]



Los **isolecitos** (también llamados homolecitos) son pequeños y la poca cantidad de vitelo (deutoplasma) y de citoplasma quedan distribuidos de modo homogéneo, con el núcleo en el centro. La segmentación es típicamente **holoblástica** (es decir, los planos de división van de lado a lado), en cada división las células quedan completamente separadas por sus membranas celulares. Dichas células (blastómeros) son de tamaño aproximadamente igual. Este tipo de huevos se encuentran entre los procordados (por ejemplo, en ascidias y en el anfioxo) y entre los equinodermos (estrellas y erizos de mar).

Los **telolecitos** tienen gran cantidad de vitelo (del 50 al 90 %) que tiende a concentrarse en uno de los polos del huevo (el polo vegetativo) en donde el metabolismo es más bajo. El núcleo y el protoplasma se encuentran, principalmente, en el polo opuesto (polo animal), en donde es más alta la actividad metabólica. Hay dos clases de huevos telolecitos. La primera es la de los huevos ricos en vitelo, con segmentación holoblástica (o total), en ellos la segmentación al final, produce células desigua. —células pequeñas o micrómeros, en el polo animal y células mayores o macrómeros, en el polo vegetativo—. Los anfibios y los peces osteictios tienen esta clase de huevos. El otro tipo es el de los huevos telolecitos (megalecitos o polilecitos) con segmentación parcial o **meroblástica** (discoidal); en ellos la escasa cantidad de protoplasma está concentrado en el polo animal, en un disco germinativo o blastodermo, en el que tiene lugar la segmentación. Estos son huevos por lo común grandes, que contienen una gran cantidad de albúmina —la clara del huevo— procedente de los oviductos y están provistos de una cubierta blanda o dura (cáscara). Son buenos ejemplos de este tipo de huevos, los de las aves y reptiles (fig. 2-7).

En los **centrolecitos** el núcleo y el protoplasma circundante están, en un principio, en el centro del huevo, pero cuando tiene lugar la segmentación la mayor parte de la masa del citoplasma nucleado emigra hacia la periferia, y forma una capa celular (blastodermo) que deja el vitelo en el centro del huevo. El embrión se desarrolla a partir del blastodermo. Estos huevos son característicos de los artrópodos más evolucionados, tales como los insectos.

Además de la membrana plasmática, que siempre existe en los óvulos y huevos, al igual que en toda célula, en varios grupos de animales hay ciertas clases de membranas protectoras o envueltas ovulares. Entre éstas se incluyen la **membrana vitelina** o membrana de fecundación, segregada por el huevo, la **zona pelúcida,** formada por las células foliculares ováricas en los mamíferos, la **cubierta gelatinosa** ovular, que se forma, en los osteictios o peces óseos y en los anfibios, a partir del oviducto, y la **cubierta quitinosa** (corión) que procede de los túbulos ováricos de los insectos.

Fecundación y formación del zigoto

La fusión de los pronúcleos (cariogamia) del espermatozoide y óvulo, para formar un zigoto, restablece el número diploide de cromosomas, reúne los rasgos genéticos o caracteres maternos y paternos, y activa el desarrollo. Este proceso será discutido con más detalle en el capítulo 32.

Segmentación y blastulación

El zigoto, unicelular, comienza ahora a dividirse, primero en dos células, éstas darán cuatro y estas cuatro, ocho. Repetidas una y otra vez, esas divisiones celulares pronto convertirán al zigoto en una masa esferoidal de células. Este proceso, que es la llamada **segmentación,** tiene lugar por mitosis. Pero a diferencia de las mitosis ordinarias de las células del cuerpo aquí no hay verdadero crecimiento (esto es, incremento de masa protoplásmica) (fig. 2-3). Con cada división sucesiva las células reducen su tamaño a la mitad. El proceso de la segmentación convierte una célula huevo, muy

grande, inmanejable, en muchas células de tamaño ordinario, pequeñas y más manejables, que se llaman blastómeros.

Los modelos de segmentación están muy afectados por la cantidad de vitelo del huevo. En los huevos con muy poco vitelo, tales como los de los mamíferos, el citoplasma está distribuido de un modo uniforme y el núcleo situado cerca del centro del huevo. En esos huevos la segmentación es total (holoblástica) y las células hijas, formadas en las sucesivas divisiones, son aproximadamente de igual tamaño. Los huevos de ranas y otros anfibios están bien provistos de vitelo, que tiende a acumularse en el llamado polo vegetativo. En el polo opuesto animal, se encuentra el citoplasma ovular y el núcleo. Las primeras divisiones de segmentación van a ser desplazadas hacia el polo animal, debido a que la masa de vitelo, relativamente inactiva, retrasa el ritmo de la segmentación en esa región (fig. 2-6). Las aves y los reptiles son, entre todos los animales, los que producen los huevos más grandes. Su tamaño, en comparación gigantesco, es casi todo él alimento almacenado —es la parte del huevo que se llama comúnmente yema, y además la albúmina o clara que se le añade—. El citoplasma activo, que contiene el núcleo, no es otra cosa que un disco diminuto (el blastodisco) que queda en el ápice de la yema. La segmentación (meroblástica) queda restringida al área citoplasmática, puesto que las divisiones celulares no tienen posibilidad de atravesar la gran masa de vitelo inerte (fig. 2-7).

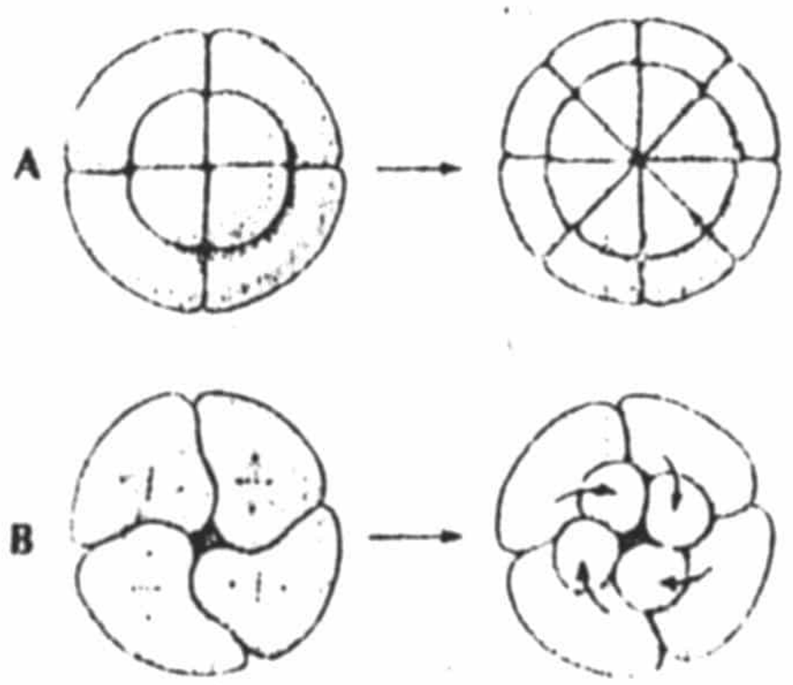


Figura 2-4

Segmentación radial y espiral. A, segmentación radial; estados de ocho y 16 blastómeros. B, segmentación en espiral; transición entre el estado de cuatro y ocho blastómeros. Las flechas indican el movimiento de giro dexiotrópico de los micrómeros.

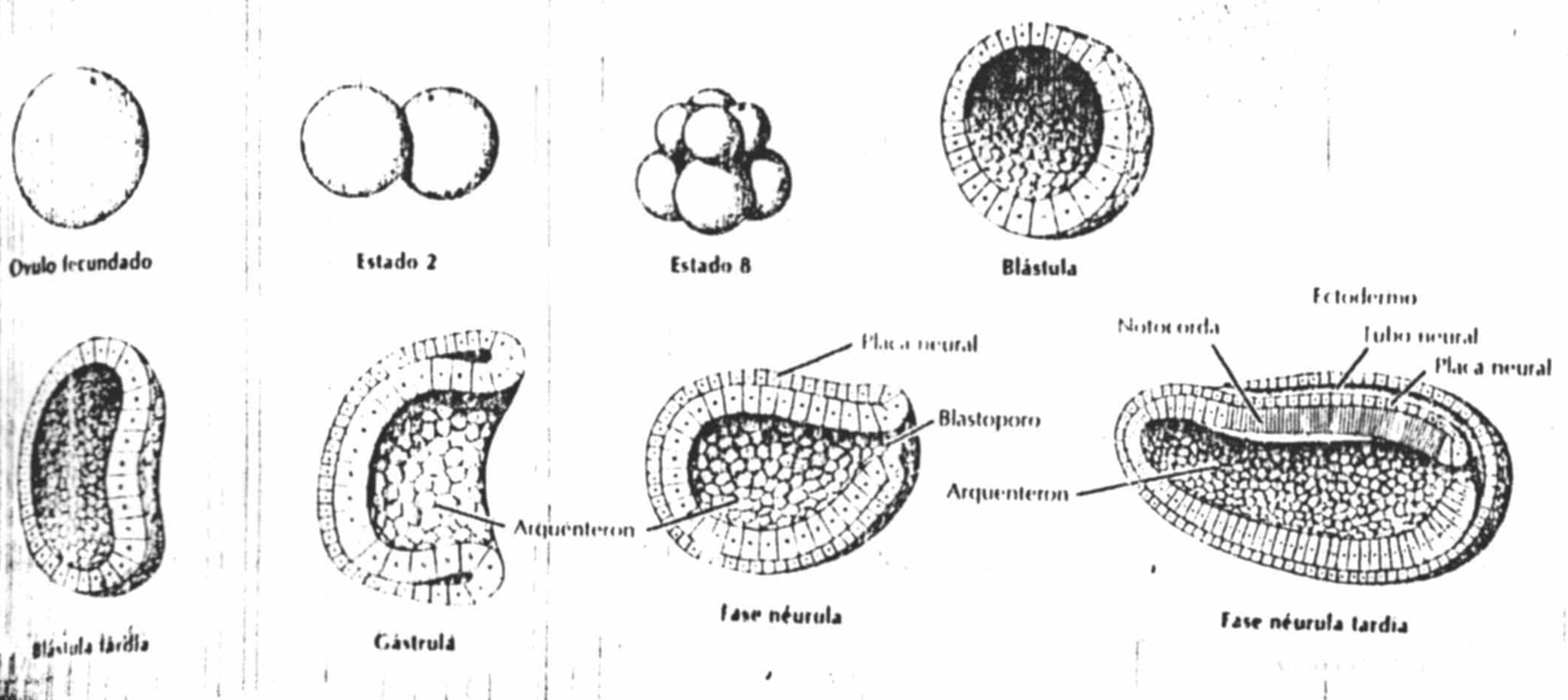
Segmentación radial y espiral

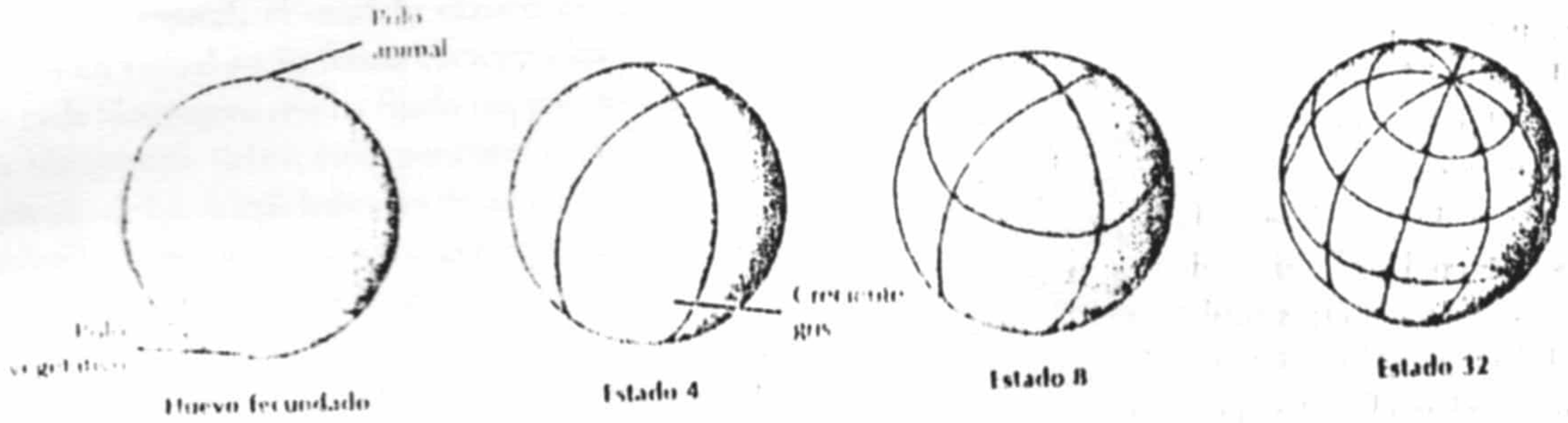
La segmentación holoblástica también se subdivide según el tipo de división que se presente. En la **segmentación radial** los planos de división son simétricos respecto al eje polar y producen filas o capas de células, unas encima de otras (fig. 2-4). La segmentación radial es **indeterminada**, en el sentido de que no hay ninguna relación concreta entre la posición de cualquiera de los *blastómeros precoces* y el tejido, que de modo específico vayan a formar en el embrión. Se dice que los blastómeros son equipotentes y cada uno de ellos, si es separado de los otros, será capaz de originar un embrión completo. La segmentación radial se encuentra entre los **deuteróstomos,** conjunto de animales que incluyen los equinodermos, los cordados y algunos filos menores.

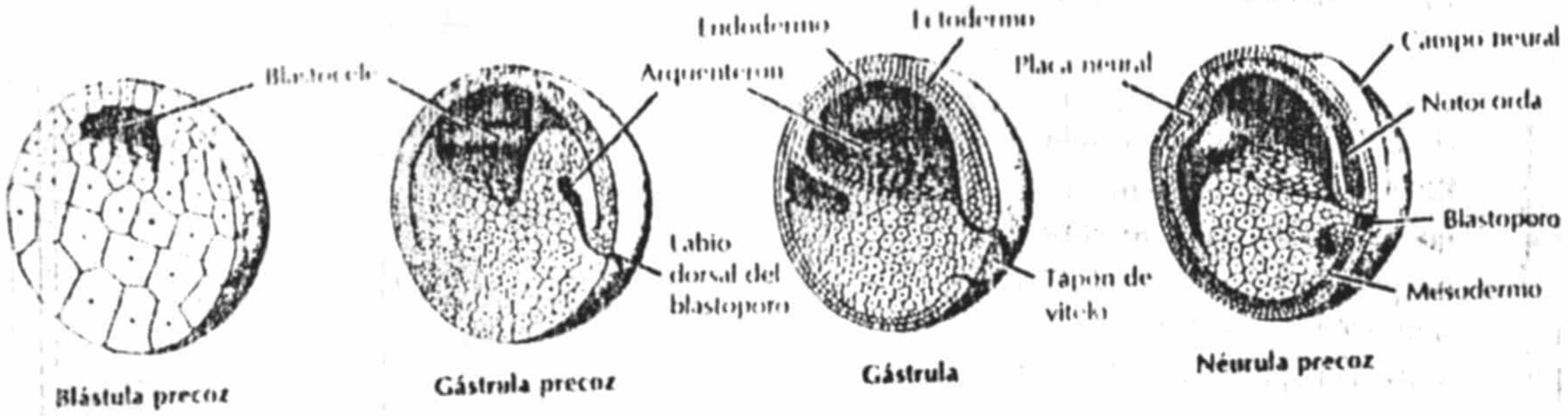
La **segmentación espiral** es un modelo de división diferente, típico en otro grupo de animales distintos. Los planos de división son oblicuos al eje polar y, típicamente, originan cuartetos de células desiguales, que se disponen, no unas encima de

Figura 2-5

Fases embrionarias precoces del anfioxo.







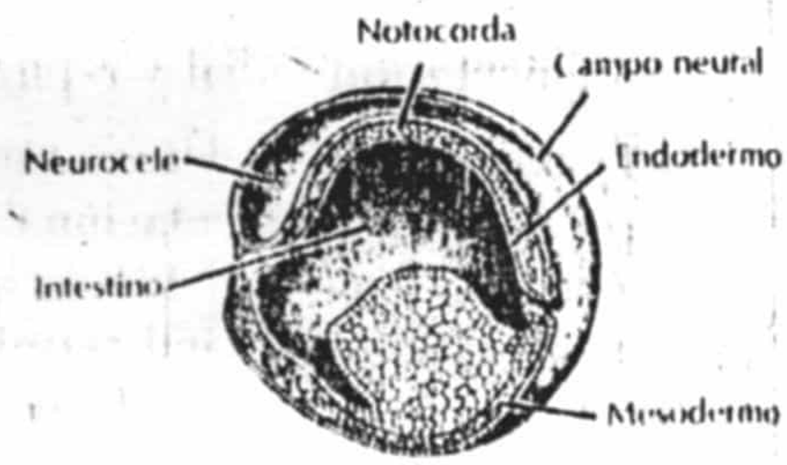


Figura 2-6

Fases del desarrollo embrionario precoz de la rana.

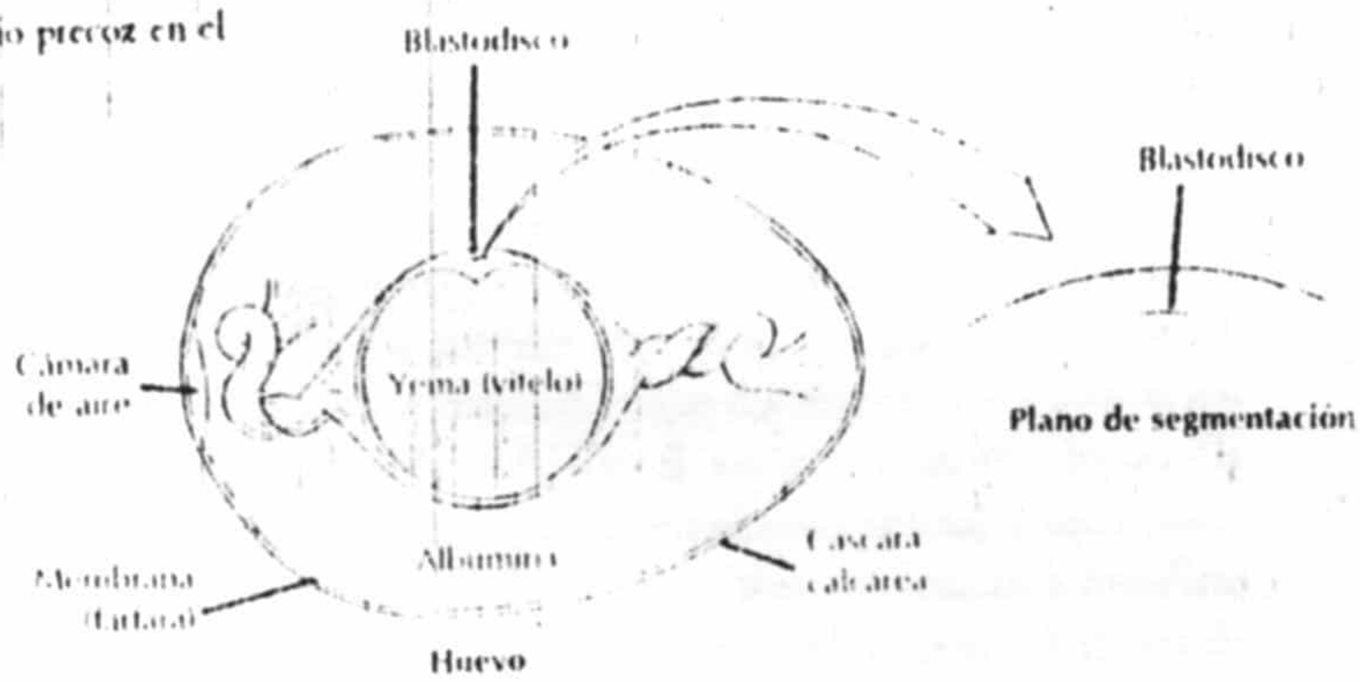


Figura 2-7

Fases de desarrollo embrionario precoz en el polluelo.

otras, sino en los surcos que hay entre células adyacentes. Si bien hay muchas variantes de segmentación espiral, el modelo clásico es el que muestra la figura 2-4. La segmentación en espiral en su forma característica es **determinada,** debido a que el destino de cada blastómero resulta fijado tan pronto como comienza la segmentación. Todos los blastómeros deben estar presentes para formar el embrión completo, y si uno es separado de los demás habrá un desarrollo embrionario anormal. En el desarrollo determinado no pueden producirse gemelos (idénticos) a partir de un único zigoto. Uno de los rasgos curiosos de la segmentación en espiral es que en el estado de 64 células (división 2^6) uno de los blastómeros, el llamado **4d,** dará origen a todo el mesodermo del embrión. Con pocas excepciones, la segmentación espiral aparece en los platelmintos, moluscos, anélidos, artrópodos y muchos filos menores (ver la ilustración de la contraportada delantera de este libro). Estas diferencias serán precisadas en el capítulo 32.

La segmentación esté o no modificada por la presencia de cantidades variables de vitelo y diversos modelos de distribución de los blastómeros, se traduce en una agrupación de células, la llamada **blástula** (figs. 2-5 a 2-7). En muchos embriones animales, tales como los de anfibios y mamíferos, las células se reordenan activamente en torno a una cavidad central, llena de un fluido y que se denomina **blastocele.**

Hemos visto que la segmentación ha dado como resultado la proliferación de algunos centenares de células, que son capaces de manifestar un alto grado de capacidad organizativa, y tienen posibilidades de continuar el desarrollo. Se ha producido un gran aumento en el contenido total de AIDN, puesto que cada uno de los núcleos de las muchas células hijas, por la replicación cromosomática durante la mitosis, contiene tanto AIDN como el que tenía el núcleo del zigoto originario.

Gastrulación

La gastrulación es un proceso de reagrupación durante el cual se forman nuevas e importantes asociaciones celulares. Hasta este momento, el embrión se había dividido en un complejo pluricelular; el citoplasma de estas numerosas células queda, aproximadamente, en la misma posición que el huevo originario, aún no dividido. En otras palabras, no ha tenido lugar ningún movimiento significativo o desplazamiento celular a partir del punto inicial. Cuando comienza la gastrulación, las células se redistribuyen de manera ordenada, por medio de movimientos morfogenéticos.

En el **anfioxo** (fig. 2-5) el blastodermo del polo vegetativo se incurva hacia adentro, de tal modo que el embrión, en conjunto, queda convertido en una estructura, con aspecto de copa y doble pared. Lo que constituye el tapiz de la nueva cavidad formada es el **arquénteron** (tubo digestivo primitivo); su apertura de comunicación con el exterior es el **blastoporo.** En los anfibios (fig. 2-6) el tipo de gastrulación que tiene lugar en el embrión de anfioxo es imposible. Las divisiones de segmentación en el polo inferior o vegetativo se retardan, debido al vitelo inerte, por lo que la blástula resultante consta de muchas células pequeñas en el polo animal y unas pocas células grandes en el polo vegetativo. Las células superficiales comienzan a hundirse hacia el interior (invaginación) a partir de un punto que es el blastoporo. A través de la hendidura curva del blastoporo, las células superficiales se mueven como una capa celular hacia el interior, para formar un embrión de **doble hoja (diblástico),** con **ectodermo** fuera y **endodermo** dentro. A medida que tiene lugar la invaginación, un área laminar de células se extiende por encima del labio dorsal del blastoporo y se prolonga hacia el techo del arquénteron para alargarse en él; ésta es la futura notocorda. El tercer blastodermo, el **mesodermo,** se desliza sobre los labios laterales y ventral del blastoporo y, una vez dentro, penetra entre el endodermo y el ectodermo. Los tres blastodermos formados son las capas estructurales primarias, que juegan papeles

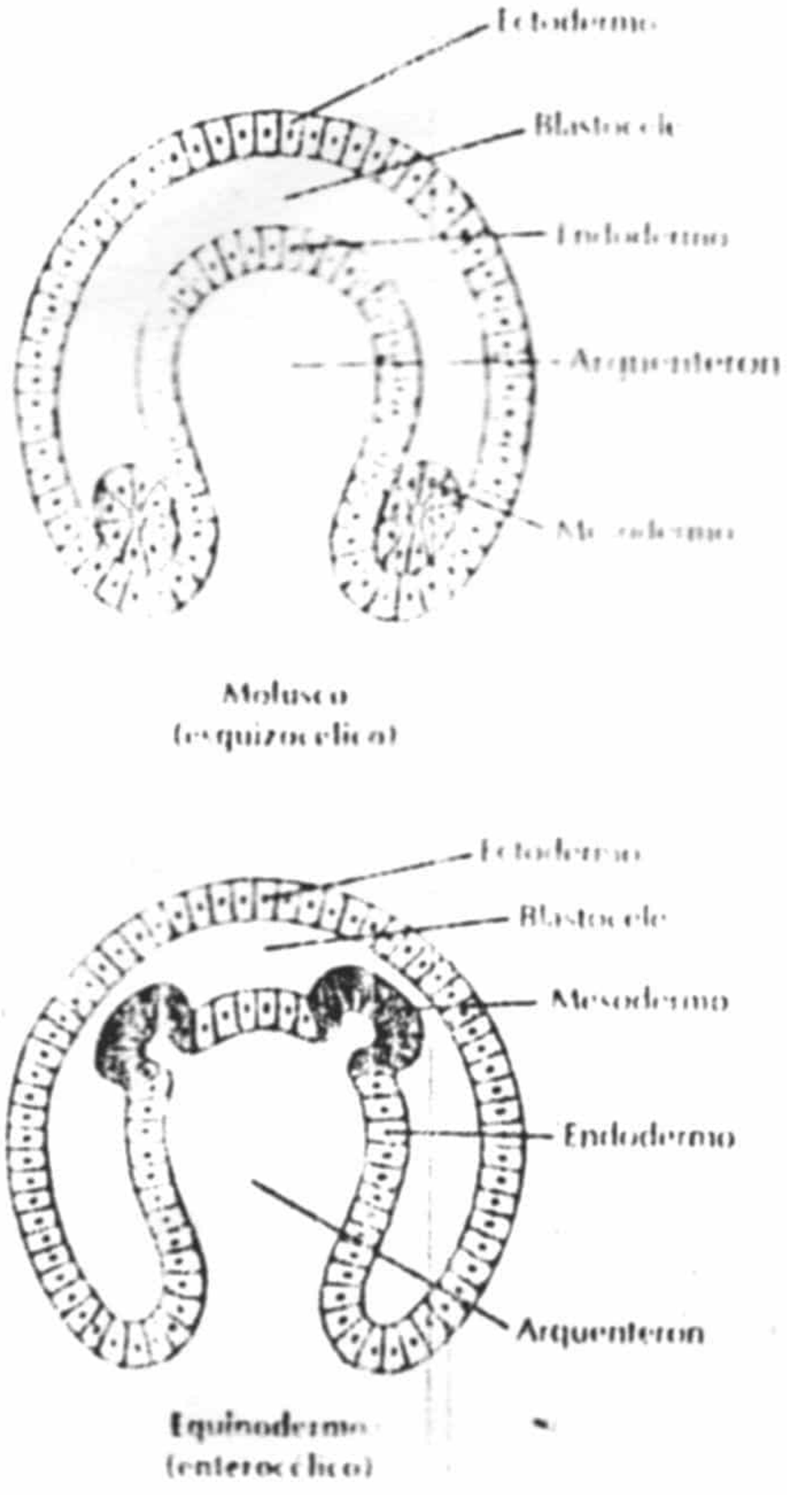


Figura 2-8

Dos tipos de formación del mesodermo y del celoma: esquizocelia, en la que el mesodermo se desarrolla a partir de la pared del arquénteron en las cercanías de los labios del blastoporo, y enterocelia, en la que el mesodermo y el celoma se desarrollan a partir de bolsas endodérmicas.

cruciales en la posterior diferenciación del embrión. La capa externa, o ectodermo, dará origen al sistema nervioso y al epitelio externo del cuerpo. La media o mesodermo, originará el circulatorio, esqueleto y músculos. La interna o endodermo (también llamada «entodermo») producirá el tubo digestivo y sus estructuras anejas.

En ciertos metazoos sencillos sólo se formarán dos capas germinativas o blastodermos, el endodermo y el ectodermo. Estos animales son los llamados **diblásticos** (o diploblásticos). En todas las formas superiores también se presenta un mesodermo, ya a partir de bolsas del arquénteron, ya a partir de otras células. Esta estructura en triple capa, es la llamada triblástica, propia de los **triblásticos** (o triploblásticos).

Formación del celoma

El celoma o verdadera cavidad del cuerpo, que contiene las vísceras, puede formarse por una de estas dos modalidades: la **esquizocelia** o la **enterocelia** (fig. 2-8) —o por alguna modificación de ellas—. (Ambos términos son descriptivos, de *schizo* que viene del griego *schizein,* fragmentarse; *entero* es una forma griega derivada de *enteron,* tubo digestivo; coelous, derivado del griego, *koilos,* hueco o cavidad.) En la formación esquizocélica, el celoma se origina, tal como significa la palabra, a partir de la fragmentación de bandas mesodérmicas que se forman a partir de la región del blastoporo y crecen entre el ectodermo y el endodermo; en la formación enterocélica el celoma procede de bolsas del arquénteron o tubo digestivo primitivo.

Dado que la aparición del celoma tiene lugar de manera muy precoz durante el desarrollo embrionario, la existencia de dos modalidades tan diferentes de formación entre los animales se considera prueba de una escisión fundamental de los metazoos en el curso de su evolución. El conjunto de los deuteróstomos sigue, en su mayoría, la modalidad enterocélica de formación del celoma. Entre los protóstomos se sigue la modalidad esquizocélica. Los cordados evolucionados son excepción debido a que su celoma se forma por fragmentación mesodérmica, de tipo esquizocélico, sin embargo, en otros aspectos se desarrollan como deuteróstomos, por lo cual se incluyen entre ellos. Otras características que distinguen a estas dos agrupaciones filogenéticas de animales bilaterales se refieren, tal como se mencionó anteriormente a la segmentación, radial e indeterminada en los deuteróstomos, espiral y determinada en los protóstomos.

Diferenciación

Con la formación de los tres blastodermos primarios (primordios germinativos), las células prosiguen su agrupación y reordenación en masas celulares primordiales. A medida que dichas masas se desarrollan, devienen progresivamente implicadas en misiones específicas, hacia cuya consecución se dirigen. Las células, que tenían previamente la capacidad de desarrollarse en una gran variedad de estructuras, han perdido ahora esas diversas posibilidades y asumen cometidos determinantes como, por ejemplo, el de transformarse en células renales, intestinales o cerebrales. La diferenciación será discutida con más detalle en el capítulo 32.

Destino de los blastodermos

Las siguientes son algunas de las estructuras de los vertebrados que, normalmente, se originan a partir de los tres blastodermos:

Ectodermo
Epidermis del tegumento
Epitelio de revestimiento de boca, ano y narinas